

LE GENRE *TRICHOMANES* L.
(FOUGÈRES LEPTOSPORANGIÉES)

par Rose HÉBANT-MAURI

RÉSUMÉ : Étude sur la morphologie, l'anatomie et la biologie des *Trichomanes*, avec révision bibliographique et étude de la répartition des types morphologiques dans le Monde.

Discussion des résultats acquis : implications systématiques; essai d'interprétation évolutive; perspectives de recherche.

I. — RÉVISION BIBLIOGRAPHIQUE

1. — ÉCOLOGIE, PHYSIOLOGIE.

L'habitat très particulier (humide, abrité, homeothermique) des *Trichomanes* est réalisé de façon optimale en forêt tropicale de basse altitude. On y trouve la plus grande partie des représentants du genre.

Ces conditions écologiques sont précisées dans les flores et les travaux d'ensemble sur les Hyménophyllacées.

HOLLOWAY (1923) en Nouvelle-Zélande, TATON (1946) au Congo ex-Belge, ont entrepris une étude détaillée de la répartition des différentes espèces.

HOLLOWAY situe géographiquement et climatologiquement la zone étudiée : le Westland¹. Il s'agit d'une forêt humide et tempérée. Cet auteur étudie la répartition des différents groupes d'espèces en fonction de leur morphologie, dans leurs différents biotopes, qu'il décrit minutieusement. Il en dégage une relation entre la distribution écologique et la forme de développement des espèces : on passe progressivement des formes terrestres strictes à tige épaisse et racines bien développées aux formes épiphytes ou saxicoles strictes, à tige filiforme rampante, sans racines, et à feuilles réduites. S'appuyant sur ce fait et sur les critères évolutifs antérieurement établis, HOLLOWAY propose comme types architecturaux les plus primitifs ceux qui sont terrestres stricts, et peut-être même parmi eux, les types à tige dressée.

1. Westland : versant ouest côtier des Alpes de l'île Sud de la Nouvelle-Zélande.

TATON (1946) souligne la pauvreté relative de la flore africaine en Hyménophyllacées. Il dénonce l'exagération avec laquelle le caractère de fougère épiphyte par excellence est attribué aux Hyménophyllacées : seulement 8 espèces sur 18 sont observées comme telles au Congo ex-Belge. « Un substrat régulièrement irrigué, sis en atmosphère confinée et ombreuse, est l'une des conditions essentielles. La base des troncs d'arbres dans les forêts denses ombrophiles répond parfaitement à cette exigence... La nature du substrat est relativement secondaire et il serait assez vain de chercher chez les Hyménophyllacées une adaptation quelconque à la vie épiphyte comme telle » (p. 14).

Peu d'études poussées ont été faites sur la physiologie de ce groupe. Pourtant, dès 1890, GIESENHAGEN signale que les tissus conducteurs des plus petites formes ne sont pas fonctionnels.

SHRÈVE (1911) souligne le rôle de l'humidité atmosphérique dans la turgescence des feuilles de certaines espèces, et surtout l'aptitude de ces feuilles à survivre à une dessiccation poussée. Effectivement, il nous a été possible de constater une véritable reviviscence chez certaines espèces, après plusieurs mois de dessiccation, dans la nature.

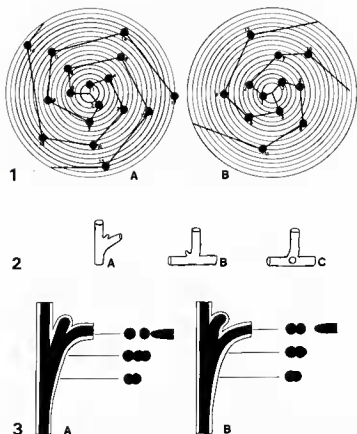
HÄRTEL (1940) démontre expérimentalement la faible efficacité du système conducteur du pétiole de *T. radicans*. BELL (1960) décrit l'anatomie de *T. proliferum* : elle est très régressée et souvent nécrosée dans le pétiole, ainsi que dans la tige entre deux feuilles successives, et ceci jusqu'à 3 cm de l'apex. Il en résulte que ces feuilles constituent autant de colonies autonomes, rigoureusement dépendantes de l'eau de ruissellement pour leur nutrition hydrique et minérale. Ceci expliquerait la très grande variabilité morphologique observée sur une petite surface. Ce phénomène pourrait être vérifié *in situ* par simple sectionnement de la tige, entre feuilles successives, comme le suggère F. HALLÉ (communication personnelle).

II. — MORPHOLOGIE.

La feuille est largement décrite dans les flores. C'est le critère le plus utilisé en systématique. Le genre *Trichomanes* L. montre en effet une extrême diversité de structures foliaires : l'éventail des formes observées est l'un des plus larges rencontrés chez les Fougères actuelles. Elles sont entières, ou plus ou moins découpées, jusqu'à quadripinnatifides. Elles peuvent mesurer de 0,3 à 50 cm de long. Le limbe est généralement constitué d'une seule épaisseur de cellules. L'absence d'espace intercellulaire serait responsable de son aspect translucide (BOODLE, 1900).

Une étude de la feuille de Fougère (foliarisation, défoliarisation, diversification, adaptation, etc.¹) perdrait beaucoup à négliger ce genre qui constitue un matériel de choix, bien que particulier : structure du limbe unistratifiée, biologie et physiologie inféodées à une intense humidité.

1. CUSSET. — Communication personnelle.



Pl. 1. — 1, A et B : phylloxyty de deux échantillons d'une même espèce à tige épaisse dressée (1 = la plus jeune feuille); 2, position du bourgeon : A, sur une tige dressée, B, sur une tige rampante épaisse, C, sur une tige rampante filiforme; 3, les deux cas extrêmes de la variabilité dans la position du bourgeon, telle qu'on l'observe chez *Trichomanes radicans* Swartz. A, les siéles de la feuille et du bourgeon sont encore jointives, quand l'ensemble ainsi constitué se sépare de la stéle caulinaire. B, la stéle foliaire se sépare de la stéle du bourgeon, alors que cette dernière reste encore en contact avec la stéle caulinaire.

Une importante variabilité foliaire se manifeste également au niveau intraspécifique, d'une population à l'autre¹.

Le bourgeonnement épiphyllé existe, à l'extrémité de la nervure principale plus ou moins prolongée de certaines formes. BELL (1960) décrit, chez *Trichomanes proliferum* Blume, l'apparition de nouvelles feuilles à partir du point de ramification des nervures.

1. « I have found the species of *Trichomanes* to be plastic, in a measure unknown to me in any other group. » COPELAND. 1933.

La *phyllotaxie* est distique et les nœuds sont espacés chez les espèces à tige rampante. Au contraire, chez les espèces à tige dressée, les nœuds sont serrés et les feuilles insérées suivant 3 *spires phyllotaxiques* (Pl. 1, fig. 1).

La tige peut être, suivant les espèces, rampante, dressée ou prostrée. Son diamètre demeure réduit (de 0,3 à 5 mm).

Sa ramification a intéressé très tôt les botanistes. METTENIUS (1864) décrit la position des bourgeons chez de nombreuses espèces. Ces bourgeons sont situés en position tout à fait axillaire chez les formes dressées (CHAMBERS, 1911) et les formes rampantes à tige épaisse (BOWER, 1889). Par contre, ils sont situés latéralement par rapport au pétiole chez les formes rampantes à tige filiforme (Pl. 1, fig. 2).

La ramification, très rare chez les formes dressées (MAURI, 1969) serait axillaire pour certains auteurs (BOODLE, 1900; EAMES, 1936) et dichotomique pour d'autres (BOWER, 1935; EMBERGER, 1960 et 1968). (Voir le paragraphe Anatomie et Histologie.)

Il faut noter la différenciation particulière du bourgeon axillaire chez *T. aphlebioides* Christ. Ce bourgeon se développe très peu et porte des feuilles extrêmement laciniées rappelant des « aphlébies » à la base des feuilles normales (WILLIAM, 1930).

Les racines : elles sont surtout abondantes sur les formes à tige épaisse et dressée. Leur insertion sur la tige paraît indépendante de celle des feuilles. Elles n'existent plus sur les formes à tiges grêles et rampantes.

III. — ANATOMIE, HISTOLOGIE.

Dès 1845, VON MOHL décrit la protostèle des Hyménophyllacées.

En 1900, BOODLE en fait une étude détaillée et dégage les différents types de protostèle de la famille, types dont OGURA (1938) précise les définitions de la façon suivante :

- a) *Protostèle massive* : le phloème entoure un massif de xylème.
 - b) *Protostèle réduite* : le phloème entoure un massif de xylème. Celui-ci renferme au centre une petite plage de parenchyme contenant le protoxylème.
 - c) *Protostèle sub-collatérale* : le phloème entoure un massif de xylème à protoxylème ventral.
 - d) *Protostèle collatérale* : le phloème est interrompu ventralement.
- Les types a) et b) se rencontrent dans les tiges épaisses, les types c) et d) dans les tiges filiformes.

THOMAE (1886) signale chez *T. radicans* L., des variations dans la structure de la stèle prise à différents niveaux du pétiole. Ce phénomène est général chez les formes à stèles des types a), b) et c).

MODE D'ÉMISSION DES ORGANES LATÉRAUX :

BOODLE en donne une description précise : à partir de la stèle caulinare, il y a émission d'une stèle identique commune au bourgeon axillaire

et à la feuille. Cette stèle va se scinder en deux parties, l'une irriguant la feuille, l'autre irriguant le bourgeon. Il n'y a pas de brèche foliaire.

Des variations dans la séquence de l'isolement des stèles ont été observées chez *T. radicans* (BOODLE, 1900). Des décortications et des coupes sériées au niveau des nœuds nous ont montré que le plan d'organisation fondamental était toujours respecté, et que seule la position du bourgeon pouvait varier (Pl. I, fig. 3). Sur certains échantillons de *T. radicans*, le bourgeon peut même disparaître sporadiquement et l'unique stèle émise se dirige alors vers la feuille.

STÈLE FOLIAIRE :

Il paraît difficile de définir avec précision à quel niveau se trouve la base du pétiole. Si l'on considère que cette base se situe au point de départ de la stèle du bourgeon, l'anatomie du pétiole des *Trichomanes* apparaît comme variable suivant les espèces. Elle peut être semblable à celle de la tige, à ce niveau, et se modifier progressivement, ou bien elle peut être immédiatement distincte. *T. radicans* illustre les deux possibilités, la deuxième étant toutefois exceptionnelle. Ces variations ont été considérées comme correspondant à une foliarisation plus ou moins précoce (POSTHUMUS, 1926; EMBERGER et PARÈS, 1953; LE THOMAS, 1961).

Nous dirons ici que la base du pétiole est « foliarisée » quand son anatomie est distincte de celle de la tige correspondante (voir plus loin).

Les deux possibilités (foliarisation dès la base du pétiole ou base du pétiole encore semblable à la tige) sont réalisées aussi bien chez les espèces à stèle axiale que chez les espèces à stèle subcollatérale : le degré de foliarisation paraît indépendant de la symétrie de la stèle caulinaire correspondante.

Les espèces filiformes à stèle de tige collatérale gardent exactement la même stèle dans le pétiole. On peut aussi rencontrer dans ces formes certains cas de disparition complète de tout tissu conducteur chez des espèces qui en sont normalement pourvues (*T. motleyi*; KARSTEN, 1895...; *T. liberriense*, *T. erosum*). Ce sont les plus petites formes connues. Les tissus conducteurs peuvent se retrouver dans les feuilles fertiles. Il s'agit donc bien de formes régressées (BOODLE, 1900, etc.).

L'étude anatomique de ce groupe soulève de nombreux problèmes. Les deux suivants retiendront plus particulièrement notre attention :

1. L'évolution des stèles caulinaires.
2. L'évolution des structures foliaires.

1. *Un sens de l'évolution des stèles* a été proposé dès les premières études, même partielles, faites sur l'anatomie des Hyménophyllacées. Pour PRANTL (1875), la stèle collatérale des petites formes serait primitive. Dès 1890, GIESENHAGEN abandonne cette hypothèse et considère les formes à tiges filiformes et à stèle collatérale comme régressées adaptées à une écologie très particulière (épiphytes ou saxicoles, adhérant parfaitement au substrat par des poils, jamais terrestres). Elles ont de fausses nervures

que GIESENHAGEN (1890) considère comme des vestiges de vraies nervures. Il souligne également que ces formes n'ont pas de racines.

BOODLE (1900) place à la base de son schéma évolutif la grande stèle médullée à symétrie bilatérale de *Cardiomanes reniforme*: cette stèle est « réduite », et il en fait dériver d'une part la stèle massive, d'autre part la stèle collatérale. TANSLEY (1907) considère la stèle massive comme primitive. C'est ce qui est actuellement reconnu : LE THOMAS (1961) propose une seule direction évolutive, de la grande vers la petite taille, par réduction.

2. *L'évolution des structures foliaires.* — Les données modernes de l'anatomie et de la morphologie végétale, ainsi que les apports récents de la paléobotanique, ne permettent plus de considérer comme synonymes *bilatéralisation de l'anatomie et foliarisation*.

Les *Trichomanes* méritent une attention toute particulière à ce sujet, car pour certains auteurs, la bilatéralisation croissante dans le sens basipète que présente l'anatomie du genre est synonyme de foliarisation : « ... la symétrie foliaire apparaît déjà dans le rhizome. La foliarisation de la fronde se fait donc toujours de façon basipète, quelquefois très tôt, dans le rhizome, ou au contraire beaucoup plus tard, au sommet du pétiole » (LE THOMAS, 1961).

Plusieurs constatations viennent à l'encontre d'une telle interprétation :

— D'un point de vue morphogénétique, la structure de la stèle paraît être étroitement liée à la taille et au port de la tige (cf. BOODLE, 1900; BOWER, 1935; etc.).

— La « foliarisation » plus ou moins précoce — *telle qu'elle a été définie* page 473 — et la symétrie de la stèle caulinaire paraissent indépendantes (voir ci-dessus).

On peut noter que l'espèce *T. ankersii* Parker (Pl. 7) de Guyane, dont l'ensemble de la tige feuillée simule une grande feuille pennée, présente une stèle massive circulaire.

Ainsi, les *Trichomanes* illustrent un cas où foliarisation et bilatéralisation de l'anatomie ne sont pas strictement corrélatives.

L'HISTOLOGIE est d'abord étudiée par METTENIUS (1864). Le xylème est constitué de trachéïdes à épaississements spirales et scalariformes. Les cellules du phloème présentent parfois d'importants épaississements « nacrés » de leur paroi, épaississements qui peuvent même, dans certains cas, obstruer complètement la lumière de ces cellules (*T. africanum*, *T. manni*, *T. mettenii*, etc., C. HÉBANT, 1969).

La RAMIFICATION, déjà abordée au point de vue morphologique, a également été étudiée quant à son anatomie et son histologie.

En 1900, BOODLE donne le premier schéma de l'émission du bourgeon au niveau d'un nœud. Ce schéma illustre la position du bourgeon dans les formes à tige épaisse dressée. Elisabeth CHAMBERS (1911) décrit en détail les bourgeons vestigiaux de *T. javanicum*, forme également à tige épaisse et dressée. Elle rappelle l'existence chez *T. radicans*, forme à tige épaisse

et rampante, d'une ramification effective. La position des bourgeons reste axillaire dans les deux cas. Elle est donc indépendante du port de la plante.

A la suite de SCOTT (1900)¹, CHAMBERS considère que la feuille est issue de l'une des deux branches d'une ramification dichotomique. BOWER (1935) dans une coupe longitudinale de l'apex de *T. radicans* interprète également la ramification comme une dichotomie inégale, mais pour lui, il y a déplacement de la feuille angulaire. EMBERGER (1968) maintient cette notion : « La ramification de ces Fougères est du type dichotomique, mais présente parfois des variantes remarquables, proches de la ramification monopodique... » Il se réfère au schéma de BOWER relatif à l'apex de *T. radicans*.

Divers rapprochements avec les végétaux fossiles ont été tentés ; TANSLEY (1907) rapproche les Botryopteridées et les Hyménophyllacées en raison de la similitude anatomique de la trace foliaire et de celle du bourgeon.

CHAMBERS (1911) confirme l'hypothèse de GWYNNE-VAUGHAN (1902) concernant les masses parenchymateuses du rhizome d'*Helminthostachys zeylanica* qu'il interprète comme des bourgeons axillaires vestigiaux. Ils constituent ainsi un argument supplémentaire en faveur du rapprochement des Ophioglossales et des Botryopteridées déjà proposé par BOWER en 1911. CHAMBERS enferme « in one circle of affinity » Botryopteridées, Hyménophyllacées et Ophioglossales.

EMBERGER et PARÈS (1958) comparent l'émission foliaire de *Thamnopteris Schlechtendalii* et celle de *Trichomanes meoides*. Il s'agirait, pour ce dernier matériel, d'une aisselle vide car aucune mention du bourgeon n'est faite, ni dans le texte, ni dans les schémas.

BERTHIER et coll. (1971) soulignent, à propos du mode d'émission de l'ensemble trace foliaire-trace raméale chez *Polytrichum alpinum* Hedwig sa similitude avec celui observé chez certaines Ptéridophytes telles que *T. erosum* Willdenow, *T. radicans* Swartz, *T. cupressoides* Desvaux, etc. ou encore *Botryopteris antiqua* Kidston selon l'interprétation de PHILLIPS.

En conclusion, il paraît utile de compléter l'étude histologique et anatomique de ce groupe :

1° Par une recherche, au niveau de l'apex, de l'origine des ramifications, et ceci dans les différents types structuraux qui ont été reconnus. Ce travail est en cours.

2° Par une description plus large et plus rigoureuse de l'anatomie des différentes formes de croissance à l'intérieur des différents sous-genres, en vue de préciser :

- a) la signification réelle du phénomène de « foliarisation basipète »;
- b) l'évolution de l'anatomie du groupe dans son ensemble.

1. SCOTT (1900) considère que la ramification axillaire dérive de la réduction de l'une des deux branches d'une dichotomie.

IV. — CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT.

A notre connaissance, très peu d'études ont été faites sur ce sujet : PRANTL (1875) illustre le développement du limbe foliaire. GOEBEL (1892) décrit le jeune sporophyte de *T. rigidum*. HELM (1935) étudie de façon détaillée l'initiation et le développement de la feuille chez *T. bimarginatum* : cette feuille est initiée dans les derniers segments issus de l'apicale. Il s'y individualise une apicale bifaciale très caractéristique et différente de l'apicale d'axe à trois faces. Ce premier stade est bref. Le deuxième stade est caractérisé, selon HELM, par une modification de l'apicale : elle acquiert une face de division basale « en verre de montre » qui est à l'origine du pétiole cylindrique (les ailes du pétiole sont d'origine épidermique). Puis cette apicale réacquiert son fonctionnement bifacial (3^e stade) et engendre la base du limbe. Ce stade dure peu et fait place à un quatrième stade où l'apicale devient prismatique, et va être à l'origine du développement du limbe.

Ces étapes du développement des feuilles sont comparables chez *T. humile* et *T. minutissimum*. L'auteur en conclut que ses observations semblent être généralisables.

A notre connaissance, ce type de développement très particulier n'a pas été décrit dans un autre groupe de Fougères. Les feuilles des formes rampantes (seules décrites ici) subissent une torsion au cours de leur développement. Cette torsion entraîne une variation dans l'orientation du système apical foliaire par rapport à l'ensemble tige-pétiole; ceci pourrait expliquer la diversité des aspects observés (BONNET, communication personnelle).

A défaut d'autres informations sur la morphogenèse du genre *Trichomanes*, on peut résumer les résultats essentiels obtenus par HOLLOWAY (1944) dans sa belle étude sur les premiers stades du développement de *Cardiomanes reniforme*. Cette espèce a des affinités avec les deux genres *Trichomanes* et *Hymenophyllum*. Chez *Cardiomanes* :

— le premier cloisonnement du zygote est oblique ou transversal, jamais vertical comme chez les autres Fougères leptosporangiées;

— la première feuille et la première racine n'ont pas une position constante par rapport à l'archégone;

— le développement de la première feuille présente les mêmes particularités de croissance apicale que celles décrites par HELM;

— la jeune tige est d'abord orthotrope, à phyllotaxie spiralee, et à stèle massive, à symétrie axiale. Elle se courbe ensuite pour adopter le port rampant. La phyllotaxie devient distique et la stèle bilatérale.

Cette étude laisse prévoir tout l'intérêt d'une recherche, dans ce domaine, sur les autres genres de la famille.

La croissance très lente et la culture difficile des Hyménophyllacées expliquent toutefois le peu d'études morphogénétiques actuellement réalisées sur ces Fougères.

V. — REPRODUCTION.

Les *sores* se développent à l'extrémité de certaines nervures. L'indusie est constituée par un dédoublement en cornet du bord du limbe. La nervure se prolonge par un réceptacle exsert portant de nombreux sporanges. La croissance de ce réceptacle est assurée par un méristème basal.

PRANTL (1875), CAMPBELL (1895) ont schématisé le développement des *sporangies*, de type « *gradatae* ». Ils sont sessiles et montrent une déhiscence latérale provoquée par un anneau oblique.

A notre connaissance, les *spores* ont été très peu étudiées en palynologie. COPELAND (1938) écrit : « The spores, so far as known, are uniform throughout the family... » KNOX (1938) précise leur taille : de 25 à 90 μ de diamètre suivant les espèces. HARRIS (1955) étudie les spores des Fougères de Nouvelle-Zélande. Les spores d'Hyménophyllacées — 26 espèces dont 5 *Trichomanes* — sont à parois fines, d'échinulées à clavulées. Ces spores sont classées en trois groupes en fonction de leur taille et de leur ornementation, ces deux caractères allant de pair. Les *Trichomanes* font partie du troisième groupe de HARRIS, et y sont représentés par les plus petites spores (34 à 15 μ) échinulées ou scabres.

Ces spores sont chlorophylliennes, caractère jugé primitif par LLOYD et KLEKOWSKI (1971). Elles sont de faible viabilité après leur récolte : 6 jours d'après STOKEY (1940). Elles germent très rapidement, souvent même dans les sporanges *in situ*. C'est ainsi que les premiers stades de la germination ont pu être décrits par TASHNER et dessinés par PRESL en 1843. METTENIUS (1864), PRANTL (1875), GOEBEL (1888), SADEBECK (1902), HOLLOWAY (1930) ont également décrit et illustré cette germination dans différentes espèces. STOKEY (1940) est la première à en faire une étude comparée détaillée. Il en ressort que le gamétophyte, avant tout cloisonnement, est triangulaire. D'après l'auteur, ce premier stade triangulaire ne peut s'interpréter que comme un vestige de la structure même des premiers stades de germination des spores d'*Hymenophyllum*, considérée comme le type primitif. L'auteur fait un parallèle entre les types de germination et de gamétophytes des *Trichomanes* et leur classification par COPELAND. Bien que très fragmentaires, les grandes lignes de l'évolution du gamétophyte, selon STOKEY, se superposent aux grandes lignes de l'évolution morphologique selon COPELAND. En particulier, les types de germination à trois cellules et ceux à quatre cellules, les moins bien définis, correspondent au groupe supposé primitif par COPELAND. Les trois espèces à germination du type *Hymenophyllum* font partie d'un groupe que COPELAND rattache difficilement aux *Trichomanes* en raison de ses affinités morphologiques avec les *Hymenophyllum*.

Le gamétophyte a été décrit en même temps que les premiers stades de la germination. Son caractère filamenteux est considéré comme un état dérivé¹, adapté à la très grande humidité des stations occupées par les

1. Le port filamenteux du gamétophyte de *Trichomanes* dériverait du port rubané de celui d'*Hymenophyllum*.

Trichomanes (HOLLOWAY, 1930). L'argument essentiel de cet auteur repose sur des considérations évolutives à propos de *Cardiomanes reniforme* tenu comme primitif dans la famille des Hyménophyllacées par rapport aux *Trichomanes*. Ce genre a un gamétophyte rubané. Les constatations écologiques faites par l'auteur montrent que les *Trichomanes* requièrent une plus grande humidité que les *Hymenophyllum* (HOLLOWAY, 1923). Leur sporophyte y est plus particulièrement adapté; il en serait de même pour leur gamétophyte : il ne supporte pas le dessèchement et sa durée de vie est plus courte que celle du gamétophyte des *Hymenophyllum*.

STOKEY (1940) renforce cette opinion par une étude plus large des deux genres *Hymenophyllum* et *Trichomanes*. Elle précise que l'état filamenteux est atteint dans les deux genres, et probablement plusieurs fois dans la famille, par polyphylétisme; les espèces filamenteuses peuvent ne pas avoir de relations entre elles. Pourtant, FARRAR et WAGNER (1968), à la suite d'une étude du gamétophyte de *T. holopterum*, remettent en question la nature de la structure primitive.

STONE (1965) propose une étude biochimique du passage de la forme filamenteuse à la forme rubanée, ainsi que de la sexualisation des gamétophytes.

La multiplication végétative des gamétophytes est décrite, pour la première fois, semble-t-il, par METTENIUS (1864), puis par BOWER et GOEBEL (1888). Le gamétophyte mature émet des gemmules pluricellulaires à l'extrémité de stérigmates. Ces gemmules vont donner des gamétophytes identiques, plus rapidement que les spores, d'après STONE (1965).

La répartition géographique de certains gamétophytes est plus large que celle de leurs sporophytes, en Amérique du Nord par exemple (WAGNER et EVERS, 1963; WAGNER et WAGNER, 1966; FARRAR, 1967).

Les gamétophytes arrivent à maturité au bout de trois ans environ pour la plupart des espèces (*T. auriculatum* et *T. bilabiatum* sont matures à neuf mois : STOKEY, 1940). Les anthéridies et les archégonies ont d'abord été décrits par METTENIUS (1864), puis par BOWER (1888), GOEBEL (1888 et 1892).

Les anthéridies sont sessiles ou très courtement pédonculées, plus petites et à paroi plus simple que chez *Hymenophyllum*. La déhiscence s'effectue par projection d'un opercule (caractère considéré comme primitif par ATKINSON et STOKEY (1964), observé chez les Osmondacées, Cyathacées, *Matonia*, *Cheiropleuria* et *Dipteris*). Ces anthéridies contiennent de 10 à 25 spermatozoïdes visibles en section transversale¹. Ainsi, bien que leur structure soit dans l'ensemble plus évoluée que celle des *Hymenophyllum* ces anthéridies présentent encore des caractères archaïques (STOKEY, 1948).

Les archégonies sont portés par des archégoniophores nés sur le filament, à partir d'une apicale, comme une ramification. Ces archégoniophores cessent généralement toute croissance quand ils portent deux ou trois archégonies, mais ils peuvent en porter jusqu'à une vingtaine. Ils peuvent donner

1. Il y a entre 20 et 30 spermatozoïdes visibles en section transversale dans une anthéridie chez *Hymenophyllum*.

naissance à un autre archégoniophore et porter des rhizoïdes (STOKEY, 1958). Ceci évoque tout particulièrement un rameau spécialisé, à croissance limitée, et qui se sexualise.

Les archégonies eux-mêmes ont un col droit, de quatre cellules de haut en général. Ils sont typiques des Fougères Leptosporangiées par leur développement aussi bien que par leur structure. Le col de l'archégone, court chez *Trichomanes*, est considéré comme dérivé de celui, plus long (6 à 10 cellules), d'*Hymenophyllum*, excepté chez *T. pyxidiferum*. Mais cette espèce fait partie du groupe le plus primitif de la classification de COPELAND (STOKEY, 1948).

L'apogamie et l'aposporie paraissent fréquentes chez les *Trichomanes*. BOWER (1889) signale les deux phénomènes chez *T. alatum*. GEORGEVITCH (1910) décrit l'aposporie chez *T. kaulfussii* Hook et Grew. STOKEY (1948) observe l'apogamie chez cette même espèce ainsi que chez *T. auriculatum*. FARRAR et WAGNER (1968) signalent aposporie et apogamie chez *T. holopterum*, à partir des feuilles en contact avec le substrat. (Cette espèce réalise également la reproduction sexuée).

L'aposporie et l'apogamie ont des répercussions sur l'évolution du groupe (cf. paragraphe cytogénétique). Il faut souligner qu'aucun de ces deux phénomènes n'a encore été signalé dans le genre *Hymenophyllum*, pourtant plus largement étudié au point de vue reproduction. Ce genre est moins diversifié que le genre *Trichomanes*.

VI. — CYTOGÉNÉTIQUE.

MANTON (1950) et MANTON et SLEDGE (1954) sont les premiers auteurs à donner des résultats caryologiques sur les Hyménophyllacées. *T. radicans* a $n = 72$ chromosomes. Sa méiose est normale. Les nombres chromosomiques de base proposés pour la famille sont $x = 7, 13$ et 18 .

MEHRA et SINGH (1957) publient la première étude exclusivement consacrée aux Hyménophyllacées. Quelques cas particuliers sont décrits : *T. auriculatum* Bl. présente des individus diploïdes, à méiose normale et nombre de spores constant par sporange. Chez ces individus peuvent apparaître des cellules mères des spores tétraploïdes. Cette espèce présente également des individus triploïdes à méiose anormale avec un nombre variable de trivalents, d'univalents et de bivalents. Les auteurs supposent que les spores diploïdes et les gamétophytes diploïdes existent, de même que les individus tétraploïdes. Les triploïdes, très vivaces, sont apogames.

T. insigne van den Bosch existe sous 3 formes : a) avec 36 bivalents et méiose normale, b) avec 108 univalents et asynapsis total, c) avec 33 bivalents, 6 univalents et méiose anormale.

Les formes a) et b) sont absolument semblables. Les auteurs supposent que b) est un autotriploïde. L'asynapsis reste sans explication, à moins d'admettre l'existence d'un hypothétique contrôle génique. La forme c) est distincte des deux autres. Elle est souvent déterminée comme *T. bipunctatum* P. Cette forme apomictique serait un hybride.

MEHRA et SINGH modifient les nombres chromosomiques de base proposés pour la famille par MANTON. Ils deviennent $x = 7, 9$ et 13 .

BELL (1960) retrouve un cas comparable à la forme *b*) de *T. insigne* chez *T. proliferum* Blume : il présente 108 univalents à la méiose. L'auteur souligne l'influence de l'habitat particulier, subaquatique, de la famille sur son évolution génétique : les feuilles du sporophyte sont en conditions requises pour l'apogamie (cf. BELL et RICHARDS, 1958) dans leur milieu naturel. Cette apogamie doit se superposer fréquemment à la reproduction sexuée (confère le *T. holopterum* Kunze, chez qui FARRAR et WAGNER (1968) relèvent à la fois aposporie, apogamie et reproduction sexuée).

GHATAK (1964) rend compte de l'appariement chromosomique chez *T. latealatum* (van den Bosch) Christ : de 36 bivalents et 0 univalent à 0 bivalent et 72 univalents, en passant par presque tous les stades intermédiaires possibles. Tous ces types d'appariement ont été observés parfois dans la même fronde! Le type le plus fréquent est celui présentant autant de chromosomes appariés (18×2) que de chromosomes isolés (36).

Les nombres chromosomiques connus étant de plus en plus nombreux (BROWNLIE, 1954, 1958 et 1961), VESSEY et BARLOW (1963) tentent d'en établir une phylogénie. Le nombre chromosomique de base proposé pour la famille est $x = 18$, amphiploïde de 7 et 11; $x = 9$ disparaît. Les différents groupes de *Trichomanes* ont évolué à partir de cette base par euploïdie et aneuploïdie. Le schéma hypothétique de diversification évolutive de COPELAND peut s'accorder avec cette hypothèse.

WALKER (1965) propose une phylogénie plus simple et plus riche de possibilités à partir de plusieurs nombres chromosomiques de base.

BRAITHWAITE (1969) apporte 20 nombres chromosomiques nouveaux pour la famille. S'appuyant sur les travaux antérieurs, il confronte l'ensemble des résultats cytogénétiques à la classification proposée par COPELAND :

— Deux séries de genres, constituant chacun un tout morphologique bien défini, présentent également une grande homogénéité cytologique : *Cephalomanes*, *Trichomanes* et *Feea* d'une part, avec $n = 32$ chromosomes (ou multiple) et *Microgonium*, *Didymoglossum* et *Lecanium* d'autre part, avec $n = 34$ chromosomes (ou multiple). Ces séries sont évoluées (cf. tabl., p. 491).

— Sept autres genres ont $n = 36$ chromosomes. Ces groupes sont plus primitifs.

— Deux genres hétérogènes sur le plan morphologique le sont également sur le plan cytologique : *Selenodesmium* et *Macroglena* ($n = 33$ ou 36 et multiples).

— Certaines hypothèses phylogéniques proposées par COPELAND, toujours sur des critères morphologiques, s'accordent également avec les données cytogénétiques.

D'après BRAITHWAITE, la cytogénétique demeure encore trop fragmentaire pour servir de base, en elle-même, à toute hypothèse phylogénique. A l'heure actuelle, un tel développement ne peut être que spéculatif.

VII. — SYSTÉMATIQUE.

Elle est très complexe et controversée.

« I have written many treatises on genera of Ferns, but have found no other comparable in difficulty with *Trichomanes* » (COPELAND, 1933, p. 122).

Trichomanes Linné, considéré comme un genre, constitue indiscutablement une entité, non seulement sur le plan morphologique et anatomique, mais aussi cytogénétique, écologique et biologique. Il se distingue nettement du genre *Hymenophyllum* S.E. Smith.

La question s'est posée de savoir si ces genres devaient être démembrés ou non. PRESL (1843), le premier monographe de la famille, scinde les *Trichomanes* en plusieurs genres. Il est suivi par VAN DEN BOSCH (1861), puis par HOOKER et BAKER (1867). PRANTL (1875), à la suite d'une étude anatomique, présente un nouveau schéma de la famille. Enfin, COPELAND scinde les *Trichomanes* en 15 nouveaux genres. Cette classification est suivie par beaucoup d'auteurs dont TINDALE, PICH-SERMOLLI, TATON entre autres. Elle reste néanmoins contestée par beaucoup de floristiciens et de monographes, tels que ALSTON, TARDIEU-BLOT, CHRISTENSEN, SCHELPE, SLEDGE, TRYON, BOER, HOLTUM, WARREN et WAGNER et tout particulièrement MORTON (1968) qui en fait une critique approfondie.

MORTON estime insuffisants les critères de distinction des genres adoptés par COPELAND. Il souligne l'importance des caractères qui font des *Trichomanes* et des *Hymenophyllum* deux entités distinctes. Il propose une nouvelle classification inspirée des « meilleures idées de PRESL, VAN DEN BOSCH, PRANTL, CHRISTENSEN et COPELAND, basée sur 38 années d'étude de la famille ». Le genre *Trichomanes* est découpé en 4 sous-genres et 25 sections où l'on retrouve les genres de COPELAND, eux-mêmes établis à la suite de PRESL et VAN DEN BOSCH.

Les critères de sa classification demeurent essentiellement morphologiques, à l'image de celles de ses prédécesseurs : morphologie de la tige (port et taille); morphologie foliaire (fausses nervures, poils...); nervation du limbe (anadrome et catadrome) et position des fructifications (type paratactique ou épitactique selon PRANTL). Il tient compte des critères cytogénétiques en fonction des acquisitions récentes.

La clé de détermination de MORTON donne une répartition des groupes d'espèces plus naturelle que celle de COPELAND. MORTON souligne qu'il accorde une importance prépondérante à la nervation du limbe et à la position des sores. La taille de la tige n'intervient qu'en deuxième lieu (toutefois, COPELAND en fait le premier critère de détermination et impose de ce fait, au départ, un caractère artificiel à sa clé des genres).

Pourtant, la clé de MORTON n'est pas sans poser divers problèmes. Par exemple, la section *Cephalomanes* paraît mal située aussi bien au point de vue cytologique que morphologique ¹. MORTON lui assigne cette position

1. La section *Cephalomanes* est tout à fait proche des sections *Achomanes* et *Feea* aux points de vue morphologique (COPELAND (1947)) et cytologique ($n = 32$, BRAITHWAITE, 1969). Voir tableau.

en raison du caractère anadrome de la nervation. La valeur systématique de la nervation, absolument incontestable par ailleurs, est mise en défaut au niveau de cette section, si l'on tient compte des autres caractères (morphologiques et cytologiques). Il s'agirait d'un exemple de disjonction évolutive entre les différents caractères.

KUNKEL (1962) propose de scinder la famille des Hyménophyllacées en deux :

— les Trichomanacées avec les genres *Trichomanes*, *Vandenboschia*, *Gonocormus* et *Didymoglossum* au sens de COPELAND;

— les Hyménophyllacées avec tous les autres genres.

PICHI-SERMOLLI (1956), MORTON (1968), BRAITHWAITE (1969), entre autres, attendent beaucoup de l'étude des nombres chromosomiques, encore peu connus, pour la classification et la phylogénie de cette famille.

II. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Ce travail est basé sur la classification de MORTON (1968). Sa nomenclature est adoptée, même quand il s'agit de rappels systématiques de COPELAND, sauf en ce qui concerne les citations de ce dernier auteur.

I. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES TYPES MORPHOLOGIQUES.

LA TIGE. — L'étude des aires de répartition des différentes formes ne nous a pas donné de résultat significatif : l'aire de répartition des formes à tige épaisse est d'importance comparable à celle des formes à tige filiforme (Pl. 2 haut)¹.

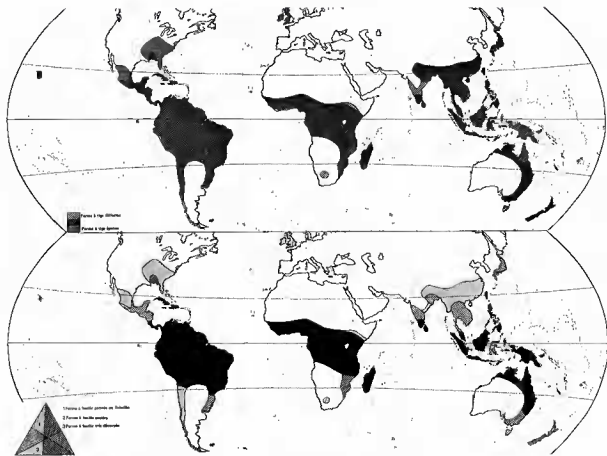
LA FEUILLE. — Seul le degré de découpage du limbe a été pris en considération. Les formes à feuilles entières ou pennées et flabellées ont une aire de répartition nettement inférieure et incluse par rapport à celle des formes à feuilles très découpées (Pl. 2 bas).

LA TIGE ET LA FEUILLE CONSIDÉRÉES ENSEMBLE. — Si l'on tient compte de la morphologie caulinare, pour une espèce donnée, en même temps que de la morphologie foliaire, sept types végétatifs se dégagent dans le genre *Trichomanes*.

Ces sept types végétatifs sont classés ci-dessous par aires de répartition décroissantes; ils sont regroupés quand leurs aires de répartition sont de surface équivalente [= a), b) et c)] :

- a) 1° la forme à tige filiforme et à feuille très découpée (Pl. 3 haut, n° 2);
- 2° la forme à tige épaisse, rampante et à feuille très découpée (Pl. 3 haut, n° 1);

1. L'extension extratropicale Nord de l'aire de répartition de la tige épaisse est due à la seule espèce *Trichomanes radicans*.



Pl. 2. — En haut : Répartition géographique des types morphologiques de tiges. — En bas : Répartition géographique des types morphologiques de feuilles.

- b) 3^o la forme à tige filiforme et à feuille flabellée ou pennée;
- 4^o la forme à tige épaisse, dressée et à feuille très découpée (Pl. 3 haut, n^o 3);
- c) 5^o la forme à tige filiforme et à feuille entière (Pl. 2 bas, n^o 2);
- 6^o la forme à tige épaisse, dressée et à feuille pennée (Pl. 3 bas);
- d) 7^o la forme à tige épaisse rampante et à feuille pennée (Pl. 3 bas).

REMARQUE.

Cette répartition géographique reste tributaire de la bibliographie qui nous a été accessible, et en particulier de la connaissance actuelle des flores des différents pays. Faut de précision dans beaucoup de cas, les réajustements des aires de répartition ont toujours été faits « par excès », sauf dans les petites îles : l'échelle des cartes utilisées n'a pas permis d'y figurer cette répartition. Au niveau d'observation auquel ce travail a été réalisé, l'intérêt de ces îles a paru facilement négligeable.

Ces résultats ont-ils une signification évolutive?

— La classification des types végétatifs par aires de répartition décroissantes correspond-elle à des niveaux évolutifs distincts?

— Le regroupement des types végétatifs, tel qu'il est suggéré par l'étude des aires de répartition, est-il par ailleurs justifié?

Le chapitre suivant va tenter d'apporter un élément de réponse à ces questions.

II. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET HYPOTHÈSES RELATIVES A L'ÉVOLUTION DU GENRE.

Les formes végétatives définies ci-dessus correspondent à des espèces dont il est possible de comparer la position systématique, la répartition géographique et le niveau d'évolution. COPELAND (1933) a déjà avancé cet argument : « ... Gonocormus (are) of limited, even if broadly limited, distribution; and (are) most improbably ancestral to the cosmopolitan groups of *T. radicans* and *T. rigidum* ».

DÉFINITIONS

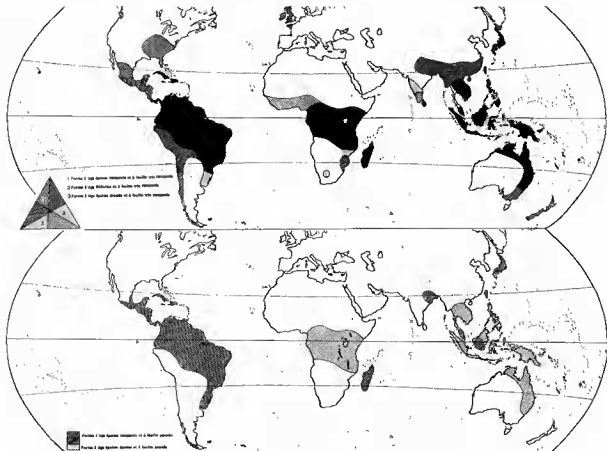
— Les espèces sont considérées de large répartition géographique quand elles occupent *au minimum* deux des trois ensembles géographiques suivants :

Afrique, Europe atlantique, Madagascar,
Amérique.

Asie, Polynésie, Australie, Nouvelle-Zélande.

— Les espèces sont considérées de répartition géographique restreinte quand elles couvrent, *au maximum*, une région géographique telle que l'Amérique tropicale, la Nouvelle-Zélande ou Madagascar.

Les cinq ensembles de types végétatifs [a), b), c), d)] définis au paragraphe précédent seront abordés dans le même ordre.



Pl. 3. — En haut : Répartition géographique des types morphologiques de tiges et de feuilles considérées ensemble. —
En bas : Répartition géographique des types morphologiques de tiges et de feuilles considérées ensemble.

a) La forme à tige filiforme et à feuille très découpée (Pl. 3 haut, n° 2). ainsi que la forme à tige épaisse, rampante, et à feuille très découpée (Pl. 3 haut, n° 1) constituent à elles seules les sections *Trichomanes* et *Lacosteopsis* du sous-genre *Trichomanes* (voir tableau).

— La première forme se trouve également dans quatre autres sections de ce sous-genre (*Crepidomanes*, *Crepidium*, *Pleuromanès* et *Gonocormus*).

— La deuxième forme se retrouve également dans le sous-genre *Pachychaetum* (section *Pachychaetum*) et elle est très rare et discutable dans le sous-genre *Achomanes*.

La « répartition systématique » de ces deux formes est commune à 50 p. 100 (la section *Lacosteopsis* est très importante). Le nombre chromosomique $n = 36$ figure également dans les deux types végétatifs. Ces résultats confirment le rapprochement suggéré par la répartition géographique.

COPELAND place le sous-genre *Trichomanes* et plus particulièrement la section *Lacosteopsis* (pour lui *Vandenboschia*) commune aux deux formes, à la base du genre *Trichomanes*. Ceci s'accorde avec la cytogénétique, voir paragraphe Cytogénétique.

Cinq espèces, des plus largement réparties géographiquement, illustrent ces types morphologiques (ex. : *Trichomanes radicans*).

b) La forme à tige filiforme et à feuille pennée ou flabellée ainsi que la forme à tige épaisse, dressée, et à feuille très découpée (Pl. 3 haut, n° 3) sont toutes deux représentées dans le sous-genre *Trichomanes*.

La première de ces deux formes y est présente dans cinq sections (*Crepidomanes*, *Phlebiophyllum*, *Crepidium*, *Pleuromanès* et *Gonocormus*). Elle est rare dans le sous-genre *Didymoglossum*.

La deuxième de ces deux formes est présente dans la sous-section *Abrodictyum* du sous-genre *Trichomanes*, rare dans le sous-genre *Achomanes* et surtout représentative du sous-genre *Pachychaetum*. Ces espèces sont essentiellement réparties dans l'ancien monde.

Ces deux formes ont une « répartition systématique » différente : elles s'opposent radicalement par leur morphologie. Elles gardent pourtant en commun le nombre chromosomique $n = 36$, déjà trouvé dans les deux formes précédentes.

Deux espèces seulement ont une large répartition géographique.

c) Les formes à tige filiforme et à feuille entière (Pl. 2 bas, n° 2) sont incluses dans le seul sous-genre *Didymoglossum*. Ce sous-genre comprend une section essentiellement américaine et une autre section essentiellement répartie dans l'ancien monde.

Les formes à tige épaisse dressée et à feuille pennée (Pl. 3 bas) sont incluses dans deux sous-genres *Pachychaetum* (section *Cephalomanes*) et *Achomanes*. La section *Cephalomanes* est confinée dans l'ancien monde. Le sous-genre *Achomanes* est uniquement américain sauf *T. crispiforme* qui est centre-africain.

Ces formes ont une « répartition systématique » très différente en raison de leur morphologie (voir tableau). Les entités systématiques qu'elles

représentent sont scindées toutes deux en deux sections géographiquement indépendantes. Elles sont représentées par deux nombres chromosomiques particuliers (voir tableau).

COPELAND considère ces groupes systématiques, très nettement délimités, comme des dérivations parallèles de la section *Lacosteopsis*. La cytogénétique permet également de considérer ces groupes comme évolués (voir paragraphe cytogénétique).

Sauf très rare exception, les espèces illustrant ces formes sont à répartition géographique restreinte. Il n'y a pas d'espèces à large répartition géographique.

d) La forme à tige épaisse, rampante et à feuille pennée est présente dans le sous-genre *Achomanes* (une espèce de la section *Lacosteopsis* et une autre de la section *Cephalomanes* illustrent également ce type végétatif). Cette forme est rarement réalisée: seulement 3 p. 100 des espèces environ ¹ (Pl. 3 bas).

Elle est très dispersée systématiquement, et correspond à des espèces très étroitement localisées sur le plan géographique.

En conclusion, les formes du groupe a), illustrées par le plus grand nombre d'espèces à très large répartition géographique et qui couvrent les aires de répartition les plus vastes, sont considérées comme les plus primitives dans la flore actuelle. Ceci s'accorde avec la cytogénétique et la morphologie.

Parmi ces formes, l'écologie et l'anatomie permettent de considérer les grandes formes terrestres comme les plus archaïques.

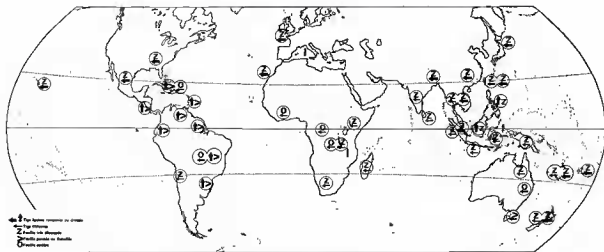
Les formes du groupe b) sont interprétées comme « intermédiaires ». Elles sont primitives en raison de leur nombre chromosomique et de leur dispersion systématique (voir tableau). De plus, deux espèces à large répartition géographique illustrent ces formes. Elles sont évoluées en raison de leurs particularités morphologiques.

Il n'est pas exclu que la forme ancestrale ait été à tige épaisse, dressée, et à feuille très découpée comme le laisse supposer l'ontogénie de *Cardiomanes reniforme* ainsi que l'écologie du genre *Trichomanes* (HOLLOWAY, 1923 et 1944). Mais cette forme serait actuellement relictuelle, car moins compétitive que la forme rampante.

Les formes du groupe c) sont illustrées par des espèces à aires de répartition très réduites et par des groupes systématiques à évolution parallèle

I. Pourcentage approximatif des espèces de chaque forme :

TIGE	FEUILLE
grêle rampante	entière → 0 18 %
	pennée ou flabellée → > 7 %
	très découpée → Z 18 %
épaisse rampante	pennée ⇒ > 3 %
	très découpée ⇒ Z 12 %
épaisse dressée	pennée ↑ > 18 %
	très découpée ↑ Z 12 %



Pl. 4. — Répartition géographique des types morphologiques dominants par le nombre des espèces qui les représentent.

dans l'ancien et le nouveau monde. Ces formes couvrent des aires de répartition toujours incluses dans les aires des formes du groupe *a*). Elles sont considérées comme les plus évoluées. Ceci s'accorde avec la cytogénétique et la morphologie.

La forme d) serait très récente ou peu compétitive.

La taille de la tige, considérée seule, est actuellement non significative du niveau évolutif d'une forme donnée en ce qui concerne l'ensemble de ses autres caractères (morphologiques, cytologiques, etc.). L'étude de la répartition géographique confirme ceci. Au contraire, le degré de découpe du limbe est hautement significatif. Mais seul le type végétatif complet (tige et feuille considérées ensemble) a permis les rapprochements entre des formes différentes, mais d'un niveau évolutif comparable. Dans chacun des ensembles précédemment constitués [*a*), *b*) et *c*)], le degré de découpe du limbe est toujours moindre chez le type végétatif à tige filiforme. On peut supposer que la tige filiforme a permis une diversification plus rapide de la morphologie foliaire.

L'importance de la morphologie caulinare n'est donc pas négligeable au point de vue évolutif.

III. — CONCLUSIONS.

Il paraît exister une étroite corrélation entre la répartition géographique des espèces, la phylogénie proposée par COPELAND (et qui s'accorde avec les récents résultats des autres disciplines), la systématique du groupe et la répartition géographique des types morphologiques.

Divers auteurs estiment que *Trichomanes* est un genre en pleine évolution en raison du grand nombre d'espèces qu'il comporte et de leur extrême plasticité (COPELAND). La biologie du groupe permet la conservation de toutes les combinaisons génétiques réalisées.

La structure des formes dominantes dans chaque flore peut être un indice de l'état actuel de diversification du genre : dans tout l'ancien monde, les formes les mieux représentées sont les formes considérées comme primitives, sauf au centre des aires de répartition où les formes évoluées sont très diversifiées. Dans le nouveau monde, les formes évoluées sont presque partout majoritaires (Pl. 4).

Quoique encore très largement insuffisante, c'est la morphologie qui apporte, de très loin, le plus d'arguments d'ensemble et de détails pour une interprétation phylogénique du genre. L'anatomie, le développement, la biologie et la cytogénétique n'en sont encore qu'à des résultats partiels. Ces derniers s'accordent néanmoins avec ceux de la morphologie. Ces disciplines sont d'un intérêt tout particulier pour l'étude de ce genre, à la fois homogène et diversifié, et certainement exceptionnel dans l'ensemble des Fougères actuelles.

Je tiens à exprimer mes très sincères remerciements à M^{me} TARDIEU-BLOT, Sous-Directeur au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), ainsi qu'à M. le P^r BONNET (Montpellier) : en m'accueillant dans leurs Laboratoires, et en me laissant le libre accès à leurs bibliothèques, ils ont grandement facilité la réalisation de ce travail.



Pl. 5. — *Trichomanes ankersii* Parker. (Herbier R. Héban-Mauri, n° 119. Coll. R. Oldeman 13.8.71, Saül, Guyane; déposé à l'Herbier de l'Institut de Botanique de Montpellier.)

BIBLIOGRAPHIE

La liste des références d'ouvrages et de publications floristiques, à partir desquels a pu être établie la répartition géographique des formes végétatives, n'est pas publiée ici. Elle peut être fournie, sur demande, par l'auteur.

* Publications que nous n'avons pas pu consulter.

- ATKINSON, L. R. et STOKEY, A. G. — Comparative morphology of the gametophyte of homosporous Ferns. *Phytomorphology* **14** (1) : 51-70 (1964).
- BELL, P. R. — The morphology and cytology of sporogenesis of *Trichomanes proliferum* Blum. *New Phytol.*, London, **59** : 53-9 (1960).
- BELL, P. R. et RICHARDS, B. M. — Induced apospory in Polypodiaceous ferns. *Nature*, London, **182** : 1748 (1958).
- BERTHER, J., HEBANT, Ch., GALTIER, J. et HEBANT-MAURI, R. — Remarques sur la ramification de la stèle chez les Mousses s. str. (*Bryopsida*). Comparaison avec certains végétaux vasculaires archaïques. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **272** : 2868-2871 (1971).
- BOODLE, L. A. — Comparative anatomy of the *Hymenophyllaceae*, *Schizaeaceae* and *Gleicheniaceae*. I. On the Anatomy of *Hymenophyllaceae*. *Ann. Bot.*, London, **14** : 455-496 (1900).
- Van den BOSCH, R. B. — Hymenophyllaceae javanicae, sive descriptio Hymenophyllacearum archipelagi indici, iconibus illustrata. *Mem. Acad. Roy. Sci.*, Amsterdam, **9** (1861).
- Synopsis Hymenophyllacearum, Monographiae hujus ordinis Prodrromus Teil II. Mededeel. van's Rijks Herb. Leiden **38** (1919).
- * BOWER, F. O. — On some normal and abnormal developments of the oophyte in *Trichomanes*. *Ann. Bot.*, London, **1** : 269-305 (1888).
- The comparative examination of the meristems of Ferns as a phylogenetic study. *Ann. Bot.*, London, **3** : 305 (1889).
- On apospory and production of gemmae in *Trichomanes kaulfussii* Hooker and Grev. *Ann. Bot.*, London, **8** : 465-468 (1894).
- Notes on the morphology of *Ophioglossum palmatum*. *Ann. Bot.*, London, **25** : 277-298 (1911).
- Primitive Land Plants. New York (1935).
- BRAITHWAITE, A. F. — The cytology of some *Hymenophyllaceae* from the Salomon Islands. *Brit. Fern. Gaz.* **10** (2) : 81-91 (1969).
- BROWNIE, G. — Introductory note to cytotoxic studies of New Zealand Ferns. *Trans. Roy. Soc. N.Z.*, Wellington, **82** : 665-666 (1954).
- Chromosome numbers in New Zealand Ferns. *Trans. Roy. Soc. N.Z.*, Wellington, **85** : 213-216 (1958).
- Additional chromosome numbers. New Zealand Ferns. *Trans. Roy. Soc. N.Z.*, Wellington, **1** : 1-4 (1961).
- The geographical affinities of the South Pacific Island Fern floras. *Pacif. Sci.*, Honolulu, **19** : 219-223 (1963).
- CHAMBERS, H. S. — The vestigial axillary strands of *Trichomanes javanicum* Blum. *Ann. Bot.*, London, **25** : 1037-1043 (1911).
- CHRIST, H. — Die geographie der Farne. Jena (1910).
- COPELAND, E. B. — The old World species of *Trichomanes*. *Phil. J. Sci.* **51** : 119-280 (1933).
- Genera Hymenophyllacearum. *Philip. J. Sci.* **67** : 1-110 (1938).
- Notes on Hymenophyllaceae. *Philip. J. Sci.* **73** (4) : 457-469 (1941).
- Genera filicum. *Chronica Botan.* **8** : 247 p. (1947).
- EAMES, A. J. — Morphology of vascular plants. Lower groups. London (1936).
- EMBERGER, L. — Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Paris, 2^e éd. (1968).
- et PARES, Y. — Structure vasculaire de *Trichomanes meoides* Willd. *Rec. Tr. Inst. Bot.*, Montpellier, **6** : 43-49 (1953).

- FARRAR, D. R. — Gametophytes of four tropical Fern genera reproducing independently of their sporophytes in the Southern Appalachians. *Sciences* 155 (3767) : 1266-1267 (1967).
- et WAGNER, W. H. Jr. — The gametophyte of *Trichomanes holopterum* Kunze. *Bot. Gaz., Chicago*, 129 : 210-219 (1968).
- FAVARGER, C. — L'endémisme en géographie botanique. *Scienza*, Milano, 104 : 1-16 (1969).
- GEORGEVITCH, P. — Aposporie und Apogamie bei *Trichomanes Kaulfussii* Hooker and Grev. *Jahr. wiss. Bot.* 48 : 155-170 (1910).
- GHATAK, J. — A preliminary note on the peculiar chromosome pairing in two species of filmy Ferns from South India. *Nucleus*, Calcutta, 7 (1) : 29-36 (1964).
- GIESENHAGEN, C. — Die Hymenophyllaceen. *Flora*, Jena, 73 : 411-464 (1890).
- GOEBEL, K. — Morphologische und Biologische Studien. II : Zur Keimungsgeschichte einiger Farne. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 74-119 (1888).
- Archegoniaten studien. Weitere Untersuchungen. Ueber die Geschlechts-generation der Hymenophyllaceen. *Flora*, Jena, 76 : 104-116 (1892).
- GUTTENBERG, H. — Traité d'anatomie végétale. VII/2. Histogenese der Pteridophyten. Berlin (1966).
- GWYNNE-VAUGHAN, D. T. — On an unexplained point in the anatomy of *Helminthostachys zeylanica*. *Ann. Bot., London*, 16 : 170-173 (1902).
- HARA, H. — The flora of Eastern Himalaya. Pteridophyta. Tokyo (1966).
- HARRIS, W. F. — A manual of the spores of New-Zealand Pteridophyta. *Research. Bull.* 116, Wellington (1955).
- * HARTEL, O. — Physiologische Studien on Hymenophyllaceen. II. Wasserhanthalt und Resistanz. *Protoplasma*, Wien, 34 : 489 (1940).
- HEBANT, Ch. — Observations sur le phloème de quelques Filicinées tropicales. *Naturalia monspeliensia*, sér. Bot., Montpellier, 20 : 135-196 (1969).
- HELM, J. — Anlage und Entwicklung des Blattes von *Trichomanes bimariginatum*. *Planta Berlin*, 23 (3) : 442-473 (1935).
- HOLLOWAY, J. E. — Studies in the new Zealand Hymenophyllaceae. Part 1. *Trans. Proc. N.Z. Inst.*, 54 : 577-618 (1923).
- The experimental cultivation of the gametophyte of *Hymenophyllum pulcherrimum* Col. and *Trichomanes reniforme* Forst. *Ann. Bot., London*, 44 : 269-284 (1930).
- The gametophyte, embryo and developing Sporophyte of *Cardiomanes reniforme* (Forst.) Presl. *Trans. Roy. Soc. N.Z.*, Wellington, 74 : 196-206 (1944).
- HOLTUM, R. E. — The classification of Ferns. *Biol. rev.*, 24 : 267-299 (1949).
- HOOKE, J. et BAKER, J. G. — Synopsis filicum. London (1867).
- KARSTEN, G. — Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphyten formen der Molukken. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 12 : 117-195 (1895).
- KEITH, J. — 3. Chromosome changes : Reliable indication of the direction of evolution. *Taxon*, Utrecht, 19 (2) : 172-179 (1970).
- KNOX, E. M. — The Spores of Pteridophyta with observations on microspores in coals of carboniferous age. *Trans. Soc. Bot. Edinburgh*, 32 : 438-465 (1938).
- KUNKEL, G. — Trichomanaceae, eine neue Familie der Hymenophyllales? *Ber. Schweiz. bot. Gesellsch* 72 : 18-20 (1962).
- LACHMANN, P. — Structure de la racine des Hyménophyllées. *Bull. Soc. bot. Lyon*, séance 11-4-1886 (1887).
- LE THOMAS, A. — Étude anatomique du rhizome et du pétiole des Hyménophyllacées d'Afrique occidentale et de la région malgache. *Bull. Soc. Sc. Bretagne* 36 (3-4) : 217-264 (1961).
- LLOYD, R et KLEKOWSKI, E. J. — Spore germination and viability in Pteridophyta: Evolutionary significance of Chlorophyllous Spore. *Biotropica* 2 (2) : 129-137 (1971).
- MANTON, I. — Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. Cambridge (1950).
- et SLEDGE, W. A. — Observations on the cytology and taxonomy of the Pteridophyte flora of Ceylon. *Philos. Trans. London. B.* 238 : 127 (1954).
- MAURI, R. — Premières observations sur les Hyménophyllacées du Congo-Brazzaville. *Nat. Mospeliensia*, sér. Bot., Montpellier, 20 : 197-214 (1969).

- MEHRA, P. N. et SINGH, G. — Cytology of Hymenophyllaceae. Jour. Genet., London, **55** : 394-396 (1957).
- METTENIUS, G. — Hymenophyllaceen. Abh. K. Sächs. Ges., Viss., **7** : 403-504 (1864).
- * VON MOHL, H. — Ueber den Bau des Stammes der Baum Farne. Vermischte Schriften: **115** (1845).
- MOHLENBROCK, R. H. et VOGT, J. W. — A study of the filmy Fern *Trichomanes boschianum*. Am. Fern. J., Port Richmond, **49** (2) : 76-85 (1959).
- MORTON, C. V. — The genera, subgenera and sections of the Hymenophyllaceae. Bull. United States Nat. Mus., Washington, **38** : 153-214 (1968).
- et LELLINGER, D. — Flora del Auyan-tepui. Acta Bot. Venezuela **2** (5-8) (1967).
- NOZU, Y. — Le bourgeon axillaire chez les Hymenophyllacées. Bot. Mag., Tokyo, **61** (721-726) : 119-122 (1948).
- Morphological observations of the Hymenophyllaceae from Japan. Bot. Mag., Tokyo, **63** : 71-76 (1950).
- OGURA, Y. — Anatomie der Vegetationorgane der Pteridophyten. VII/2. Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin (1938).
- OTT, E. — Anatomischen Bau der Hymenophyllaceen rhizome. *Trichomanes* und *Hymenophyllum*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Kl. **111** : 879-925 (1902).
- PICHI-SERMOLLI, R. E. G. — Names and types of Fern genera. I. Hymenophyllaceae, Sidaceae, Loxomaceae, Schizaeaceae. *Webbia*, Firenze, **12** (1) : 1-40 (1956).
- A provisional catalogue of the family names of living Pteridophytes. *Webbia*, Firenze, **25** : 219-297 (1970).
- POSTHUMUS, O. — On the anatomy of the Hymenophyllaceae and Schizaeaceae and some additional remarks on stelar morphology. Rec. trav. Bot. Neerl., **23** : 94 (1926).
- POTONIE, H. — Ueber die Zusammensetzung der leitbündel bei den Gefässkryptogamen. Jb. Königlichen bot. Gart., **2** : 233-278 (1883).
- PRANTL, K. — Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. I. Die Hymenophyllaceae. Leipzig (1875).
- PRESL, K. — Hymenophyllaceae. Prag. (1843).
- SADEBECK, R. — Pteridophyta, in ENGLER et PRANTL. Pflanzenfamilien. Leipzig (1902).
- SCOTT, D. H. — Studies in fossil Botany. Londres (1900).
- SEHNEM, A. — Observações sobre o prótalo de *Trichomanes pilosum* Raddi. Pesq. Bot. Bras., **19** (1965).
- SHARMA, U. — Studies on indian Hymenophyllaceae. I. *Crepidomanes latealatum* (v.d.B.) Copeland. Proc. nat. Inst. Sci. India, **B**, **26** : 339-351 (1960).
- SHREVE, F. — Studies on jamaican Hymenophyllaceae. Bot. gaz., Chicago, **51** : 184-209 (1911).
- STOKEY, A. G. — Spore germination and vegetative stages of the gametophytes of *Hymenophyllum* and *Trichomanes*. Bot. gaz., Chicago, **101** : 759-790 (1940).
- Reproductive structures of the gametophytes of *Hymenophyllum* and *Trichomanes*. Ann. Bot., London, **109** (4) : 363-380 (1948).
- STONE, I. G. — The gametophytes of the Victorian Hymenophyllaceae. Austral. J. Bot., Melbourne, **13** (2) : 195-224 (1965).
- TANSLEY, A. G. — Lectures on the evolution of the filicinean vascular System. III. *The Hymenophyllaceae*. New Phytol., London, **6** (5) : 109-120 (1907).
- TATON, A. — Révision de Hymenophyllacées du Congo Belge. Bull. Soc. Bot. Belg. **78** (1) : 5-42 (1946).
- THOMAE, K. — Die Blattstiele der Farne. Jahr. wiss. Bot., **17** : 99 (1886).
- VESSEY, J. et BARLOW, B. A. — Chromosome numbers and phylogeny in the Hymenophyllaceae. Proc. Linn. Soc. N.S.W., Sydney, **88** : 301-306 (1963).
- WAGNER, W. H. jr et EVERS, A. — Sterile prothallial clones (*Trichomanes*?) locally abundant on Illinois sandstones. Amer. J. Bot. **50** : 623 (1963).
- et WAGNER, F. S. — Pteridophytes of the mountain lake Area, Giles Co., Virginia : Biosystematic studies, 1964-65. Castanea, Morgantown, W. Va., **31** : 121-140 (1966).
- WALKER, T. G. — A cytotoxic survey of the pteridophytes of Jamaica. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, **66** : 169-237 (1966).

WILLIAMS, S. — The morphology of *Trichomanes aphleboides* Christ with special reference to the aphlebioid leaves. Proc. Roy. Soc. Edinburgh **50** (2) : 142-152 (1930).

Laboratoire de Cytologie, Cytotaxonomie et Ptéridologie
Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
34 — MONTPELLIER.